CONSIDÉRATIONS SUR LA SYSTÉMATIQUE DES SEPIIDAE (CEPHALOPODA)

par

W. ADAM

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles

Au cours des deux derniers siècles, plusieurs tentatives ont été faites pour subdiviser le genre *Sepia* ou pour classer les différentes espèces dans des catégories super-spécifiques ou super-génériques.

C. von Linné (1758) avait classé tous les Céphalopodes en trois genres: *Argonauta, Nautilus* et *Sepia.* Ce dernier genre comprenait toutes les espèces sans coquille externe, dont une seule, *Sepia officinalis* L., est un *Sepia* dans le sens actuel. Presque deux cents ans plus tard, T. Iredale (1954, p. 81) a classé les coquilles des Sepiidae australiens en trois familles, quatre sous-familles et treize genres.

Après la simple classification de C. von Linné, l'étude des Céphalopodes n'a fait aucun progrès pendant la seconde moitié du 18e siècle. C'est J. B. P. A. de Lamarck qui, en 1799 (p. 4), limitait le nom générique *Sepia* aux espèces possédant une coquille interne calcaire: *S. officinalis* L. et *S. tuberculata* Lam.

En 1845, A. d'Orbigny (p. 261-298) signalait déjà 21 espèces de *Sepia,* la plupart desquelles sont encore valables, et 3 espèces douteuses. Il classait celles dont l'animal était connu d'après la disposition et les dimensions relatives des ventouses des bras sessiles et de la massue tentaculaire (p. 264-265). J. E. Gray (1849, p. 98) a partiellement adopté cette classification en tenant également compte des caractères du sépion. Pour une seule des sections il a créé un nom: *Sepiella.*

Actuellement nous ne pouvons pas adopter ces classifications qui avaient cependant le mérite d'une première confrontation sérieuse avec le problème.

En 1875, J. Steenstrup (p. 468) créa un nouveau genre, *Hemisepius,* pour *H. typicus* Steenstrup, basé sur les caractères de l'animal et de la coquille. Le même auteur a redécrit en 1880 (p. 347) la section *Sepiella* comme genre distinct, en mentionnant les caractères morphologiques, notamment la glande postérieure et l'appareil de connection entre le manteau et le siphon qui diffère de celui de tous les autres Sepiidae. Il signalait même le dimorphisme sexuel des coquilles des *Sepiella inermis* (Férussac & d'Orbigny).

En 1884, A. T. de Rochebrune (p. 74), en se basant principalement sur

la coquille, divisait les Sepiidae en dix genres: *Hemisepion, Diphtherosepion, Rhombosepion, Sepiella, Lophosepion, Spathidosepion, Doratosepion, Ascarosepion, Acanthosepion* et *Sepia.*

Pour W. E. Hoyle (1886a, p. 230) la plupart de ces genres avaient tout au plus une valeur subgénérique, mais comme il y avait tant de points où il ne pouvait pas suivre A. T. de Rochebrune, il n'y a plus fait allusion.

Après avoir d'abord accepté *Doratosepion* comme sous-genre, M. Sasaki a déclaré en 1929 (p. 162) qu'il se voyait obligé d'abandonner ce point de vue, puisque la distinction de ce sous-genre était devenue très vague à mesure que son étude du sujet progressait.

Quelques exemples suffisent à démontrer que nous ne pouvons adopter la classification d'A. T. de Rochebrune. Dans son genre *Diphtherosepion,* il signale comme première espèce *S. ornata* Rang qui est le type de *Sepiella* Gray. Dans le genre *Rhombosepion,* il énumère *S. tourannensis* Eydoux & Souleyet qui est un synonyme de *Sepiella inermis.* Il place *S. lycidas* Gray dans le genre *Sepiella,* mais il s'agit d'une espèce du groupe de *Sepia aculeata* Férussac & d'Orbigny. Dans son genre *Lophosepion* il classe *S. apama* Gray, dont l'animal et la coquille diffèrent complètement des deux autres espèces (*S. lefebrei* d'Orbigny et *S. «gibba»* Ehrenberg) pour lesquelles le genre fut créé. Il considère *S. fischeri* Lafont comme un *Ascarosepion,* mais cette espèce n'est qu'une forme (ou sous-espèce) de *S. officinalis.* Parmi les nombreuses espèces d'*Acanthosepion,* il signale *S. rappiana* Férussac qui est un synonyme de *S. latimanus* Quoy & Gaimard, espèce qu'il classe dans *Sepia,* et *S. hierredda* Rang et *S. vermiculata* Quoy & Gaimard qui sont des sous-espèces de *Sepia officinalis* L. Finalement il considère *S. myrsus* Gray comme un *Sepia,* alors que cette coquille qui ne semble pas se distinguer de *S. simoniana* Thiele, ressemble plutôt a celle d'un *Spathidosepion.*

W. E. Hoyle (1885, p. 199) créa un sous-genre *Metasepia* pour *S. pfefferi* Hoyle à cause de sa coquille particulière.

Au cours des presque quarante ans qui suivaient, il n'y a pas eu d'autres tentatives de classification des Sepiidae.

En 1923, A. Naef publia sa monographie des Céphalopodes méditerranéens avec une étude approfondie de la morphologie et de la phylogénie du groupe. Il groupait (p. 543-545) les Sepiidae en trois genres: *Sepiella, Hemisepius* et *Sepia* et subdivisait ce dernier genre en sept sous-genres: *Eusepia* (type: *S. officinalis* L.), *Parasepia* (type: *S. orbignyana* Férussac), *Acanthosepia* (type: *S. aculeata* Férussac & d'Orbigny), *Doratosepia* (type: *S. andreana* Steenstrup, *Platysepia* (type: *S. esculenta* Hoyle), *Lophosepia* (type: *S. lefebrei* d'Orbigny) et *Metasepia* (type: *S. pfefferi* Hoyle). Cette classification était basée sur les caractères morphologiques de l'animal et de

la coquille. Comme beaucoup d'espèces avaient été insuffisamment décrites, l'auteur ne pouvait reviser tous les Sepiidae, mais a son avis (p. 542) un système naturel ressortirait tout seul si les principaux caractères de l'animal et de la coquille de chaque espèce étaient décrits.

Malheureusement, T. Iredale n'a pas tenu compte de cet avis lorsque, en 1926, il commença la description des Sepiidae australiens. Bien qu'il ait signalé (1926, p. 188) avoir examiné les animaux de la moitié des espèces australiennes, il n'en a jamais décrit un seul et ses nombreux nouveaux genres et espèces sont exclusivement basés sur les caractères de la coquille.

Dans une révision de tous les Sepiidae, actuellement sous presse, W. Adam & W. J. Rees [1]) ont discuté en détail la valeur de la classification de T. Iredale.

Les conceptions de cet auteur au sujet des différentes catégories systématiques diffèrent considérablement des nôtres. La plupart des espèces de ses genres sont à notre avis seulement des variations individuelles, sexuelles ou géographiques d'une même espèce; certains de ses genres et même ses sous-familles n'ont qu'une valeur sous-générique ou spécifique. Il créa son genre *Arctosepia* (1926, p. 193) : «In order to enable correct study of the Australian animals to be undertaken», mais les descriptions des differentes espèces de ce genre (?) ne donnent aucun caractère qui permet de le séparer de *Doratosepion* Rochebrune. Dans son genre *Solitosepia*, il considère (1954, p. 66) *S. submestus* Iredale, *S. lana* Iredale, *S. galei* Meyer et *S. papuensis* (Hoyle) comme des espèces dans une super-espèce *S. papuensis*; à notre avis cette super-espèce n'est qu'une espèce.

En 1939, W. Adam a revisé les espèces indo-malaises de *Sepia* et toutes les espèces de *Sepiella*. Au sujet du premier genre, il arrivait à la conclusion que le sépion et la massue tentaculaire offrent les meilleurs caractères pour distinguer les espèces, mais que nos connaissances du genre n'étaient pas suffisantes pour établir les relations phylogénétiques entre les différentes espèces et dès lors pour arriver à une classification systématique satisfaisante.

Une telle classification devrait être basée sur les caractères de l'animal et de la coquille des espèces actuelles et sur leurs relations avec les espèces fossiles, dont seule la coquille est connue. Comme nous venons de le signaler, A. Naef (1923, p. 542) était très optimiste au sujet des résultats d'une telle étude, probablement parce qu'il n'avait examiné que quelques espèces. Malheureusement il apparaît souvent que la classification se complique à mesure que le nombre d'espèces étudiées augmente. En effet, si nous connaissions

---

1) Dans ce travail paraîtra la description des cinq nouvelles espèces: *S. murrayi*, *S. omani*, *S. sewelli*, *S. thurstoni* et *S. (Hemisepius) dubia*.

toutes les espèces vivantes et fossiles qui ont existé et qui existent, il serait probablement impossible de reconnaître encore des espèces. Nous pourrions étudier l'évolution comme nous étudions le développement embryonnaire, mais à moins que l'évolution eut progressé par des mutations importantes, une subdivision en catégories systématiques serait arbitraire.

Dans la révision de W. Adam & W. J. Rees, nous avons passé en revue tous les Sepiidae récents. Si nous excluons les espèces qui, à notre avis, sont indubitablement des synonymes, il reste à peu près 110 espèces.

De moins de la moitié de ces espèces les deux sexes de l'animal et la coquille ont été décrits. De 13 espèces, seul le mâle et sa coquille sont connus; d'une douzaine d'autres, la femelle et sa coquille, tandis que 4 espèces sont insuffisamment décrites. Il reste une trentaine d'espèces qui ne sont connues que par leur coquille. Parmi ces dernières il y a 28 espèces australiennes, dont plus de la moitié sont probablement des synonymes.

W. E. Hoyle (1886, p. 148) a déjà fait remarquer que les différentes espèces de *Sepia* peuvent être classées d'après la complexité croissante ou décroissante de leurs coquilles. Cependant une telle classification ne concorde pas avec celle basée sur la forme de la massue tentaculaire ou sur d'autres parties de l'animal et ne peut être considérée comme naturelle.

Une classification naturelle doit être basée sur les rapports entre les formes récentes et fossiles. Ces dernières ne sont connues que par leurs sépions qui ont été trouvés exclusivement dans des couches tertiaires européennes, alors que la plupart des espèces actuelles habitent d'autres régions du monde. Nous n'avons aucune certitude que ces espèces actuelles soient les descendantes des espèces fossiles européennes, nous ignorons même si elles ont une origine monophylétique ou polyphylétique.

Les espèces miocènes et pliocènes qui semblent appartenir au genre *Sepia* ne montrent pas suffisamment de détails pour permettre une comparaison avec les espèces récentes. D'après A. Naef (1922, p. 92) certaines parmi elles montrent une légère indication d'un reste de proostracum, tel que nous l'observons encore chez des espèces actuelles du type de *S. aculeata*. Ces formes miocènes semblent être les descendantes des *Belosepia* éocènes. Les coquilles de *Belosepia*, dont généralement seule la partie postérieure est préservée, ressemblent en effet aux sépions actuels, bien que les cloisons du phragmocone manquent toujours et ne soient représentées que par de petits fragments au fond de la partie postérieure, en forme d'entonnoir, de la conothèque.

A première vue, cette conothèque paraît bien différente du cone intérieur des sépions récents qui se présente en forme de fourche. Dans les figures que A. Appellöf (1893, pl. 1 fig. 4, pl. 2 fig. 3) a données de la coquille de

Sepia, les branches latérales du cone intérieur semblent être complètement séparées. Cependant, si nous dissolvons un sépion dans de l'acide, il apparaît, comme l'a déjà fait remarquer A. Naef (1923, p. 522), que le cone intérieur, tout comme la conothèque de *Belosepia*, sépare tout le phragmocone de la lame dorsale.

Le cone intérieur des sépions actuels peut donc réellement être considéré comme homologue à la partie ventrale de la conothèque de *Belosepia*. Supposant que *Belosepia* est l'ancêtre des Sepiidae actuels, nous pouvons admettre que les espèces qui ont la partie ventrale du cone intérieur fortement développée, sont primitives. La zone striée du phragmocone qui semble représenter le siphon de *Belosepia* ne paraît pas avoir beaucoup de valeur systématique.

E. J. Denton & J. P. Gilpin-Brown (1961, p. 319) ont démontré que les seiches utilisent leur coquille comme un réservoir hydrostatique variable. Les chambres du phragmocone contiennent du gaz et du liquide et en variant la quantité de liquide par un méchanisme osmotique, l'animal peut changer sa densité. Comme le passage de liquide s'effectue par la zone striée («siphuncular surface»), les auteurs supposent que les espèces qui possèdent une grande surface siphunculaire peuvent le plus rapidement changer leur densité. Les auteurs ont fait leurs expériences avec *Sepia officinalis* sans préciser s'il s'agit de la race *S.o. officinalis* L. ou *S.o. filliouxi* Lafont. Or *S.o. filliouxi* possède une zone striée relativement plus grande, et cette sous-espèce est la seule qui effectue ses migrations dans la mer du Nord en vue de sa ponte.

D'autre part, la capacité totale des chambres du phragmocone doit certainement être en rapport avec la densité du milieu et avec la possibilité pour l'animal de s'adapter à des changements de milieu. La largeur et la convexité du phragmocone peuvent nous donner une idée de la capacité totale des chambres. A ce propos il est à noter que les espèces qui possèdent le phragmocone relativement le plus élevé: *Sepia gibba* Ehrenberg, *S. dollfusi* Adam et *S. elongata* d'Orbigny, vivent dans la partie septentrionale de la mer Rouge, dans des eaux de très haute salinité (± 40‰ dans le golfe d'Eylath; voir O. H. Oren, 1960, p. 12). Dans ces eaux un animal peut flotter très facilement, mais plonger dans des eaux plus profondes demande soit un important effort énergique, soit la possibilité pour l'animal de changer sa densité. Les quelques spécimens connus de ses trois espèces ont été récoltés dans des eaux peu profondes et nous ne connaissons rien de leur distribution bathymétrique ni de leurs migrations éventuelles.

Un troisième caractère de la coquille est la présence ou l'absence d'une pointe postérieure (rostre). Chez *Belosepia* cette pointe est toujours présente

et très forte. Dans les Sepiidae actuels, elle est plus ou moins développée chez un grand nombre d'espèces, mais elle peut être réduite ou même faire défaut. D'après A. d'Orbigny (1845, p. 139) et F. E. Edwards (1849, p. 15-16) ce rostre sert à amortir le choc causé par le corps qui se heurte à une substance dure lors de ses déplacements rétrogrades. Le premier auteur prétend que l'extrémité du rostre dépasse le corps et il envisage même la possibilité que l'animal s'en sert comme moyen de défense. O. Abel (1916, p. 160-161) est d'avis que le rostre de *Sepia* est homologue à celui de *Belosepia* et qu'il sert comme un soc de charrue quand l'animal s'enfonce dans la vase ou lorsqu'il avance dans les forêts d'algues ou les prairies de Zostères. Comme ce rostre, chez *Sepia officinalis,* augmente durant toute la vie en longueur, volume et force, et percerait le manteau seulement à un âge avancé, O. Abel ne le considère pas comme un organe rudimentaire, sans fonction, mais comme une formation orimentaire, en voie de développement. Toutes ces affirmations sont plutôt fantaisistes. Nous n'avons jamais vu que le rostre perce le manteau dans des animaux bien conservés; ceci peut arriver lors de la fixation par une contraction du manteau ou dans des exemplaires macérés. On peut difficilement imaginer que le rostre des Sepiidae actuels, qui est généralement délicat, pourrait servir à amortir les chocs contre une substance dure, il casserait à la première occasion. Son utilisation comme moyen de défense est encore plus problématique. Vu qu'il est généralement dirigé tout droit vers l'arrière ou même incliné vers la face dorsale on ne voit pas bien comment l'animal pourrait s'en servir comme un soc de charrue. Quant à son développement chez *Sepia officinalis,* il reste libre pendant toute la vie chez les races *S.o. hierredda* et *S.o. vermiculata,* mais chez *S.o. officinalis* et *S.o. fillouxi* il est progressivement enrobé par le dépot chitineux postérieur et ne perce jamais le manteau. Si le rostre des Sepiidae actuels a une fonction, c'est probablement celle d'un support solide qui donne à l'animal la forme d'une torpille, avantageuse pour les déplacements rétrogrades.

Comme tous les auteurs sont d'accord que les rostres de *Belosepia* et de *Sepia* sont homologues, nous présumons que la présence d'un rostre bien développé chez les espèces actuelles constitue un caractère primitif.

L'interprétation des caractères de l'animal est plus difficile à cause de l'absence de restes fossiles.

A. Naef (1922, p. 45, fig. 11; 1923, p. 479, 488, fig. 260) a imaginé un prototype hypothétique des Sepioidea qu'il a nommé *Protosepioides.* Les seuls caractères de ce prototype que nous retenons comme base possible de la discussion suivante sont: (1) la disposition des ventouses égales des bras sessiles en quatre séries longitudinales; (2) la disposition des ventouses ten-

taculaires égales en huit séries longitudinales au milieu de la massue et les membranes protectrices séparées à la base; et (3) la présence de ventouses minuscules sur les pointes de la membrane buccale.

La plupart des espèces récentes ont quatre séries de ventouses sur leur bras sessiles, mais chez certaines espèces ces ventouses sont partiellement ou complètement disposées en deux séries. Les ventouses du mâle sont souvent plus globuleuses que celles de la femelle. La denticulation du cercle corné n'offre généralement pas d'intérêt systématique.

La longueur des bras varie beaucoup d'après l'état de conservation. Chez quelques espèces certains bras du mâle sont beaucoup plus longs que les autres: par exemple les bras dorsaux de *Sepia pardalis* Sasaki, *S. incerta* Smith, *S. lorigera* Wülker, *S. longipes* Sasaki et *S. tenuipes* Sasaki, les bras dorso-latéraux de *S. andreana* Steenstrup et *S. peterseni* Appellöf, les bras dorsaux et ventraux de *S. erostrata* Sasaki. En outre, ces plus longs bras peuvent présenter d'autres transformations, telles les expansions membraneuses des bras dorsaux de *S. incerta* et *S. exsignata* Barnard.

A l'exception de *S. latimanus, S. papuensis* et *S. tulbergi,* les mâles de toutes les espèces ont le bras ventral gauche transformé. Cette hectocotylisation consiste en une réduction de taille de quelques rangées transversales de ventouses de la partie basale, centrale ou distale du bras et parfois en un élargissement des membranes protectrices.

Exceptionnellement les ventouses du bras ventral droit montrent une dimorphie sexuelle, comme chez *S. elobyana* Adam où certaines ventouses ont leur cercle corné fortement développé. Chez les espèces de *Sepiella* il y a une dimorphie sexuelle dans la denticulation du cercle corné des ventouses des bras sessiles, la partie distale étant armée de fortes dents pointues chez les mâles.

Chez *Hemisepius typicus, Sepia hieronis* (Robson) et *S. robsoni* (Massy), quelques ventouses des bras sessiles des mâles ou des deux sexes sont plus grandes que les autres. Ce caractère qui est commun chez les Sepiolidae est plutôt exceptionnel chez les Sepiidae.

Un caractère sexuel secondaire très particulier se trouve chez les mâles de *S. confusa* Smith où les nageoires sont prolongées à leur extrémité postérieure en une longue queue.

Les tentacules des Sepiidae diffèrent en deux points essentiels de ceux des autres Céphalopodes décapodes. Ils peuvent être complètement retirés dans une poche spéciale et être brusquement projetés pour capturer une proie. D'autre part, la massue tentaculaire diffère par le rapprochement de la membrane natatoire et de la membrane protectrice dorsale qui restent séparées par une fente profonde, et par l'élargissement et l'épaississement de

la membrane protectrice ventrale qui devient partiellement une partie de la surface qui porte les ventouses. Dans la plupart des espèces, les membranes protectrices restent séparées à la base de la massue, mais chez quelques espèces elles s'unissent, de sorte que la massue proprement dite est séparée du pédoncule tentaculaire. Ce caractère est particulièrement prononcé chez *S. latimanus* Quoy & Gaimard, *S. apama* Gray et *S. bandensis* Adam, moins chez *S. tuberculata* Lamarck, *S. papillata* Quoy & Gaimard, *S. papuensis* Hoyle, *S. elliptica* Hoyle et *S. plangon* Gray.

La plupart des espèces ont les ventouses tentaculaires disposées en huit séries longitudinales. Cet arrangement est le mieux visible chez les espèces avec des ventouses subégales. Dans celles avec des ventouses inégales, les rangées transversales deviennent de plus en plus obliques et le nombre de rangées longitudinales paraît réduit. Quelques espèces avec des ventouses minuscules présentent une disposition en plus de huit séries, avec un maximum de vingt-quatre, ou même davantage chez *Sepiella japonica* Sasaki. Cette augmentation du nombre de séries n'est pas toujours la même chez les mâles et les femelles d'une même espèce, les dernières peuvent en avoir davantage, comme chez *S. aculeata* et *Sepiella ornata*. Généralement la massue tentaculaire présente des caractères spécifiques très nets bien qu'il y ait parfois quelques variations dans la taille des ventouses.

La disposition en huit séries de ventouses égales est probablement primitive.

Il serait intéressant d'étudier s'il existe un rapport entre la formation de la massue tentaculaire et la nature de la proie.

La membrane buccale de certaines espèces porte quelques ventouses minuscules. Malheureusement elles ne se laissent pas aisément détecter et elles peuvent être perdues.

Chez la plupart des espèces, la partie ventrale de la membrane buccale des femelles est fortement développée et plissée et sert à la fixation des spermatophores. Elle peut contenir une ou deux spermathèques. Nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier ce caractère en détail, puisque souvent elles ne sont visibles qu'après dissection. *Sepia officinalis* L., *S. bertheloti* d'Orb. et *Sepiella ornata* (Rang) en possèdent une paire, tandis que *S. elegans* Blainville et *S. orbignyana* Férussac n'en ont qu'une seule, médiane.

Comme l'anatomie interne de la grande majorité des espèces est inconnue, nous sommes obligés de nous baser sur les caractères morphologiques externes et sur ceux de la coquille pour la classification des Sepiidae.

Si nous considérons la partie ventrale bien développée du cone intérieur, la présence d'un rostre postérieur, et des ventouses tentaculaires subégales comme des caractères primitifs, les espèces suivantes semblent être plus ou

moins apparentées: *S. thurstoni* Adam & Rees, *S. winckworthi* Adam, *S. zanzibarica* Pfeffer, *S. lycidas* Gray, *S. savignyi* Blainville, *S. aculeata* Férussac & d'Orbigny, *S. elliptica* Hoyle, *S. whitleyana* (Iredale), *S. esculenta* Hoyle, *S. smithi* Hoyle et *S. pageora* (Iredale)..

Les premières quatre espèces ont huit séries de ventouses tentaculaires subégales; chez *S. zanzibarica* elles sont un peu moins égales et chez *S. winckworthi* la sériation est moins nette. Nous pouvons y ajouter *S. savignyi* dont la partie ventrale du cone intérieur est cependant un peu moins développée.

Sepia aculeata, S. elliptica (qui est probablement identique à *S. whitleyana*) et *S. esculenta* ont le cone intérieur bien développé, mais la massue tentaculaire possède une douzaine de séries de ventouses subégales. Chez *S. elliptica* et *S. esculenta* la partie ventrale du cone intérieur est plus aplatie avec un bord antérieur plus épais, comme dans le sépion de la femelle de *S. winckworthi. Sepia smithi* et *S. pageora,* qui sont peut-être synonymes, ont une vingtaine de séries de petites ventouses tentaculaires.

Toutes ces espèces ont les ventouses des bras sessiles disposées en quatre séries et quelques unes possèdent des ventouses buccales: *S. zanzibarica, S. lycidas, S. savignyi* et *S. aculeata.* Les mâles ont la partie basale de leur bras ventral gauche transformée (pour *S. zanzibarica* il y a quelque doute à ce sujet).

Plusieurs espèces de ce premier groupe ont été classées dans le genre ou sous-genre *Acanthosepion.* Pour *S. esculenta,* A. Naef (1923, p. 546) a créé un sous-genre *Platysepia,* tandis que T. Iredale (1926a, p. 239) a créé pour *S. elliptica* un sous-genre *Fiscisepia* de *Acanthosepion.* Ces deux sous-genres sont certainement synonymes, mais si nous reconnaissons *Platysepia* comme sous-genre, la femelle de *S. winckworthi* y appartiendrait, tandis que le mâle de cette espèce serait un *Acanthosepion.*

Deux autres espèces, *S. pharaonis* Ehrenberg et *S. prashadi* Winckworth, ont la partie ventrale du cone intérieur bien développée, mais elles possèdent des ventouses tentaculaires inégales. La première possède quelques ventouses buccales et la partie transformée de son hectocotyle est située au milieu du bras. La partie ventrale de son cone intérieur est très longue, aplatie, appliquée contre la zone striée. Des formes de cette espèce ont été classées par différents auteurs dans trois genres ou sous-genres: *Acanthosepion, Ascarosepion* et *Crumenasepia.* Le cone intérieur de *S. prashadi* ressemble à celui de *S. aculeata,* mais le rostre est caréné du côté dorsal et ventral; l'hectocotyle est transformé à sa base.

Toutes ces espèces ont plusieurs caractères en commun, mais dans le développement de la massue tentaculaire, nous observons deux tendances:

d'une part une augmentation du nombre de séries de ventouses qui restent subégales; d'autre part, les ventouses deviennent inégales, mais le nombre de huit séries se maintient.

Dans un second groupe, ou probablement plusieurs groupes d'espèces, le cone intérieur est encore bien développé avec de larges branches, mais sa partie ventrale n'est plus libre, complètement réfléchie sur le cone extérieur et soudée à ce dernier.

Parmi elles nous pouvons distinguer celles qui possèdent un rostre postérieur bien développé, qui peut être recouvert par un capuchon chitineux chez les adultes, et d'autres qui sont complètement dépourvues de rostre et que nous traiterons séparément (p. 275). Toutes les espèces pourvues d'un rostre ont des ventouses tentaculaires inégales, généralement disposées en huit séries, bien que cet arrangement ne soit pas toujours très net.

Sepia singaporensis Pfeffer occupe une position intermédiaire entre les espèces ayant la partie postérieure du cone intérieur libre et celles avec les cones intérieur et extérieur soudés. En effect, chez cette espèce le cone intérieur possède la partie ventrale libre, très mince, mais reliée au cone extérieur par un callus épais.

Les deux sous-espèces méridionales de *S. officinalis: S.o. hierredda* et *S.o. vermiculata*, ont le rostre toujours libre, tandis que les races septentrionales, *S.o. officinalis* et *S.o. fillouxi* l'ont plus ou moins couvert par le capuchon chitineux chez les adultes. Ces sous-espèces ont été classées dans les genres ou sous-genres *Acanthosepion*, *Ascarosepion* et *Eusepia*.

Sepia latimanus se distingue par son rostre plus fort, et par la massue tentaculaire détachée du pédoncule. La même massue tentaculaire se trouve chez *S. apama* dont la coquille est complètement différente, sa partie postérieure étant très allongée chez l'adulte et son rostre généralement enrobé. Le jeune animal de *S. apama* ne se distingue pas de celui de *S. bandensis*, mais le sépion de cette dernière espèce est dépourvu de rostre et resemble à celui de *S. tuberculata*.

Sepia latimanus a été considéré comme un *Acanthosepion* par certains auteurs, mais T. Iredale (1926a, p. 239) a créé pour lui un genre *Ponderisepia*, et pour *S. apama* un genre *Amplisepia* (1926, p. 194).

Sepia papuensis possède encore de larges branches au cone intérieur et les parties postérieures soudées des cones intérieur et extérieur constituent une lame chitineuse entourant la dépression postérieure, mais le rostre est caréné du côté ventral. Les membranes protectrices de la massue tentaculaire sont unies à la base, mais la massue n'est pas détachée du pédoncule tentaculaire comme chez *S. latimanus* et *S. apama*. T. Iredale (1954, p. 66) con-

sidère *S. papuensis* comme une super-espèce de son genre *Solitosepia. Sepia plangon* est très proche mais se distingue par les branches plus étroites du cone intérieur et par le sillon ventral très profond et étroit. *Sepia mestus* Gray, dont l'animal n'est pas connu avec certitude, possède également un rostre caréné du côté ventral, mais les branches de son cone intérieur sont plus larges.

Les dernières trois espèces ont été classées par T. Iredale dans son genre *Solitosepia* (1926, p. 188) qui n'est qu'un synonyme de *Ascarosepion* Rochebrune.

Une dernière espèce, *S. novaehollandiae* Hoyle, au cone intérieur soudé mais bien développé, dont le rostre est dépourvu de carènes et dont l'animal n'est pas connu avec certitude, a été placée par T. Iredale dans son genre *Mesembrisepia* (1926, p. 191).

Les espèces de ce second groupe semblent être peu apparentées entre elles.

Toutes les autres espèces pourvues d'un rostre ont le cone intérieur beaucoup plus réduit, avec des branches latérales très étroites. Les ventouses tentaculaires sont presque toujours disposées en huit séries. Chez presque toutes les espèces de ce troisième groupe, le cone extérieur possède deux ailes postérieures qui forment une sorte de capuchon dans les coquilles étroites. Dans un premier sous-groupe, ces ailes manquent et les ventouses tentaculaires sont subégales.

Sepia acuminata Smith possède un sépion assez large et un rostre sans carènes. Cette espèce sud-africaine ressemble beaucoup à *S. madokai* Adam du Japon et à *S. rex* (Iredale) de l'Australie.

Sepia acuminata Smith a été classé dans *Rhombosepion,* tandis que *S. rex* (Iredale), dont l'animal est inconnu, est le type de *Decorisepia* Iredale (1926, p. 193).

Sepia bertheloti présente une coquille beaucoup plus allongée et un rostre sans carènes.

Chez *Sepia cultrata* Hoyle le rostre est caréné du côté dorsal et ventral. T. Iredale a classé cette espèce dans son genre *Glyptosepia* (1926, p. 191) qu'il a créé pour les coquilles qui ont perdu leur cone intérieur, mais il n'existe aucune espèce de Sepiidae sans cone intérieur.

Dans un second sous-groupe, la coquille présente des ailes postérieures, un rostre sans carènes et des ventouses tentaculaires subégales. Chez. *S. appellöfi* Wülker et *S. tenuipes* Sasaki l'hectocotyle est transformé dans sa partie distale. Les mâles de deux autres espèces, *S. murrayi* Adam & Rees et *S. sewelli* Adam & Rees, sont inconnus.

Un troisième sous-groupe diffère du second par les ventouses tentacu-

laires inégales. La partie ventrale du cone intérieur forme parfois une courte paroi libre. Pour autant que les mâles sont connus, l'hectocotyle est transformé dans sa partie distale. La plupart des espèces de ce sous-groupe qui comprend: *S. confusa* Smith, *S. pardalis* Sasaki, *S. incerta* Smith, *S. lorigera* Wülker, *S. longipes* Sasaki, *S. joubini* Massy, *S. kobiensis* Hoyle, *S. andreana* Steenstrup, *S. peterseni* Appellöf, *S. tokioensis* Ortmann, *S. misakiensis* Wülker, *S. kiensis* Hoyle, *S. burnupi* Hoyle, *S. trygonina* (Rochebrune), *S. exsignata* Bernard et *S. elongata* d'Orbigny, ont été placées par différents auteurs dans le genre ou sous-genre *Doratosepion*, tout comme les deux premières espèces du second sous-groupe.

Les espèces australiennes, dont l'animal est inconnu, ont été classées par T. Iredale dans son genre *Arctosepia* (1926, p. 193).

Un quatrième sous-groupe comprend les espèces avec des ailes postérieures au cone extérieur et avec un rostre caréné.

Sepia orbignyana possède une carène ventrale au rostre et des ventouses inégales; l'hectocotyle est transformé dans ses deux tiers basaux.

Sepia australis Quoy & Gaimard présente une carène dorsale qui s'étend sur la partie postérieure de la face dorsale du sépion.

L'hectocotyle est également transformé sur plus de la moitié de sa partie basale. Les ventouses tentaculaires sont très inégales.

La coquille de *S. sulcata* Hoyle ressemble à celle de l'espèce précédente, mais la massue tentaculaire porte huit séries de ventouses subégales. L'hectocotyle est transformé sur les trois quarts basaux.

Sepia omani Adam & Rees possède deux carènes, dorsal et ventral, au rostre et des ventouses tentaculaires très inégales. L'hectocotyle est transformé dans sa partie basale.

Finalement il y a trois espèces qui possèdent des ailes postérieures au cone extérieur, mais qui n'ont pas de rostre. *Sepia erostrata* Sasaki montre un tubercule arrondi à l'extrémité postérieure du sépion, tandis que *S. elegans* Blainville et *S. arabica* Massy possèdent une crête postérieure dorsale comme chez *S. australis* Quoy & Gaimard. Chez *S. arabica,* les ventouses tentaculaires sont subégales, mais chez *S. elegans* et *S. erostrata* elles sont très inégales. L'hectocotyle de *S. elegans* rappelle celui de *S. orbignyana*; chez *S. erostrata* les ventouses du milieu du bras sont légèrement plus petites, tandis que les deux bras ventraux du mâle de *S. arabica* sont pliés dans le sens de la longueur et leurs ventouses sont couvertes par les membranes protectrices.

A. Naef (1923, p. 545) a créé le sous-genre *Parasepia* pour *S. orbignyana* et *S. elegans,* mais pour cette dernière espèce, A. T. de Rochebrune (1884, p. 82) avait déjà créé le genre *Rhombosepion.*

Si nous réexaminons toutes les espèces dont la coquille possède des ailes postérieures, nous observons plusieurs tendances dans le développement des différents caractères.

Le cone intérieur possède toujours des branches étroites, mais la partie postérieure constitue parfois une petite paroi libre ce qui peut être considéré comme primitif. La plupart des espèces ont un rostre qui peut être caréné, mais parfois il manque.

L'hectocotyle est généralement transformé dans sa partie distale mais quelquefois à la base. Chez plusieurs espèces, les ventouses des bras sessiles sont partiellement disposées en deux séries, soit à la base, soit à l'extrémité distale des bras. Ce caractère est parfois assez obscure et peut être différemment développé chez les mâles et les femelles d'une même espèce; aussi ne l'avons nous pas discuté en détail.

Les ventouses tentaculaires sont égales ou plus ou moins inégales, mais elles ne sont jamais arrangées en plus de huit séries.

Toutes les autres espèces sont dépourvues de rostre et ont une coquille relativement plus large. Le cone intérieur est plus ou moins fortement développé, mais toujours soudé au cone extérieur qui ne possède pas d'ailes postérieures.

Sepia dollfusi et *S. gibba* ont le phragmocone très épais et les larges branches du cone intérieur soudées au cone extérieur. Les ventouses tentaculaires, légèrement inégales, sont disposées en huit séries, l'hectocotyle est transformé dans sa partie basale. La membrane buccale de *S. dollfusi* possède quelques ventouses.

Chez *S. elobyana,* le type possède des ventouses tentaculaires fort inégales, mais chez d'autres spécimens elles sont subégales. L'hectocotyle est transformé dans sa partie basale et le bras ventral droit du mâle montre une transformation très curieuse du cercle corné de certaines ventouses.

Chez *S. bandensis, S. papillata* et *S. tuberculata,* les membranes protectrices de la massue tentaculaire sont unies à la base. Les ventouses tentaculaires sont inégales, surtout chez *S. papillata.* L'hectocotyle est transformé dans sa partie basale. Les sépions de ces trois espèces diffèrent très peu. Les animaux de *S. papillata* et *S. tuberculata* présentent de chaque côté de leur face ventrale une transformation curieuse de la peau, en forme d'une tache ovalaire allongée.

La coquille de *S. simoniana* ressemble fortement à celle de *S. papillata,* mais la massue tentaculaire est très longue et porte vingt-quatre séries de ventouses minuscules. Son hectocotyle est également transformé dans sa partie basale.

Le sépion de *S. hieronis* rappelle celui de *S. acuminata* mais ne possède pas de rostre. La massue tentaculaire ne porte que cinq séries de ventouses subégales. Le mâle et la femelle ont les ventouses des bras sessiles disposées en deux séries, quelques unes sont plus grandes que le autre.

Chez *S. insignis* Smith la partie antérieure du sépion est très acuminée; l'animal est inconnu.

Ces espèces sans rostre ne semblent pas être très proches les unes des autres. *Sepia dollfusi* et *S. gibba* ont été classés dans le genre *Lophosepion*. Le sépion de *S. bandensis* rappelle celui de *Blandosepia* Iredale, 1940. Pour *S. tuberculata* et *S. papillata*, A. T. de Rochebrune (1884, p. 93) a créé le genre *Spathidosepion*. G. C. Robson (1924, p. 645) a placé *S. hieronis* dans *Rhombosepion*.

Le sous-genre *Metasepia* Hoyle, 1885 (p. 199) comprend deux espèces: *S. pfefferi* Hoyle et *S. tullbergi* Appellöf, caractérisées par leur coquille rhomboïde. Les ventouses tentaculaires sont peu nombreuses et fort inégales. Seul le mâle de *S. tullbergi* est connu; il ne montre nulle trace d'hectocotylisation.

Les deux espèces sont dépourvues de rostre, mais la seconde possède une sorte de carène postérieure sur la face dorsale. Ces deux espèces diffèrent tellement des autres Sepiidae que leur classification dans un sous-genre paraît justifiée.

Quant au genre *Hemisepius* Steenstrup, 1875 (p. 469), sa création semblait amplement justifiée lorsqu'une seule espèce, *H. typicus* Steenstrup, était connue. Seulement, la découverte d'une seconde espèce, *H. dubius* (Adam & Rees), rend la valeur de certains caractères génériques problématique. En effet, *H. dubius* ne possède pas les deux séries de pores ventraux qui caractérisent *H. typicus*, et la face dorsale de sa coquille est calcifiée. Chez les deux espèces, les ventouses des bras sessiles sont disposées en deux séries; la massue tentaculaire porte quatre ou cinq séries de ventouses subégales. Une troisième espèce, *S. robsoni*, semble apparentée aux précédentes par les caractères de l'animal, mais sa coquille est bien différente et rappelle celle de *S. hieronis*.

Nous croyons pouvoir maintenir *Hemisepius* comme sous-genre pour *H. typicus* et *H. dubius* à cause de la coquille très particulière, unique parmi les Sepiidae, qui possède un phragmocone très court.

Finalement, le genre *Sepiella* se distingue bien des autres Sepiidae, tant par les caractères de l'animal que par son sépion. Les ventouses tentaculaires

sont toujours subégales, mais nous constatons un nombre croissant des séries longitudinales: 8-10 chez *S. ocellata* Pfeffer, 10-14 chez *S. ornata* (Rang), *S. cyanea* Robson et *S. weberi* Adam, 12-24 chez *S. inermis* (Férussac & d'Orbigny), et 16-32 chez *S. japonica* Sasaki. L'hectocotyle est toujours transformé dans sa moitié basale; les ventouses des bras sessiles du mâle sont armées de fortes dents distales.

Conclusions

Si nous résumons les résultats de cette discussion, nous voyons que dans le premier groupe plusieurs espèces présentent un nombre de caractères primitifs. Dans les autres groupes, plusieurs caractères semblent avoir évolué indépendamment.

Les espèces récentes représentent l'état actuel de l'évolution, mais nous ne sommes pas du tout certains qu'elles illustrent le processus de cette évolution. Nous pouvons les comparer à un nombre de feuilles ou de brindilles au moyen desquelles nous essayons de reconstituer un arbre, mais nous ignorons si elles appartiennent au même arbre ou à un arbuste ou à différents arbres. Certains caractères semblent avoir évolué très peu, d'autres ont subi d'importantes transformations sous l'influence de causes internes ou externes.

En choisissant un seul caractère nous pouvons classer les espèces dans un certain système, mais en prenant un autre caractère nous arrivons à un tout autre résultat.

Nos connaissances des Sepiidae actuels ne nous permettront probablement jamais à arriver à une classification naturelle. Pour plusieurs espèces nous avons pu établir une proche parenté, mais seul dans le cas de *Sepiella*, ces espèces se distinguent sans aucun doute des autres Sepiidae. Ce genre est caractérisé par l'animal et par sa coquille. Cette dernière se distingue par la réduction du cone intérieur et par l'absence d'un rostre et paraît donc très évoluée. La massue tentaculaire possède toujours des ventouses subégales, disposées dans un nombre croissant de série. La glande postérieure et l'appareil de connection sont uniques parmi les Sepiidae.

Dans le cas de *Hemisepius* et de *Metasepia*, seule la coquille permet de séparer les espèces des autres Sepiidae; nous proposons de les maintenir comme sous-genres. Dans ces deux sous-genres la coquille paraît très évoluée par la réduction du cone intérieur et par l'absence d'un rostre, mais le phragmocone très court de *Hemisepius*, laissant un long proostracum, constitue un caractère primitif, à moins que ce phragmocone ait subit une régression secondaire.

Quant aux autres espèces, nous ne voyons aucune possibilité de les classer en différents genres ou sous-genres, ni par les caractères de l'animal, ni par

ceux de la coquille, et encore moins par ces deux combinés. Les caractères des nombreux genres et sous-genres que les auteurs ont créés, ne valent généralement que pour une seule espèce ou pour un petit nombre d'espèces, mais si nous considérons l'ensemble des espèces, les limites deviennent de plus en plus vagues et ces catégories superspécifiques, purement arbitraires.

BIBLIOGRAPHIE

ABEL, O., 1916. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten, pp. I-VII, 1-281 (Jena).

ADAM, W., 1939. Cephalopoda II. Siboga Exp., mon. 55 b, pp. 35-122.

ADAM, W. & W. J. REES, à l'impression. A review of the Sepiidae (Cephalopoda).

APPELLÖF, A., 1893. Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Svensk. Vet. Ak. Handl., vol. 25 no. 7, pp. 1-106.

DENTON, E. J. & J. B. GILPIN-BROWN, 1961. The buoyancy of the cuttlefish, Sepia officinalis. J. marin. biol. Ass., vol. 41, pp. 319-342.

EDWARDS, F. E., 1849. A monograph of the Eocene Mollusca, I. Cephalopoda, pp. 1-56 (London).

GRAY, J. E., 1849. Catalogue of the Mollusca in the collection of the British Museum. I. Cephalopoda antepedia, pp. I-VIII, 1-164 (London).

HOYLE, W. E., 1885. Diagnoses of new species of Cephalopoda collected during the cruise of H. M. S. Challenger. II. The Decapoda. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5 vol. 16, pp. 181-203.

——, 1886. Report on the Cephalopoda. Rep. Voy. Challenger, vol. 16, pp. I-VI, 1-246.

——, 1886a. A catalogue of recent Cephalopoda. Proc. R. Phys. Soc. Edinb., vol. 9, pp. 205-267.

IREDALE, T., 1926. The cuttle-fish "Bones" of the Sydney Beaches. Austr. Zool., vol. 4, pp. 186-196.

——, 1926a. The Biology of North-West Islet, Capricorn Group. D. Marine Mollusca. Austr. Zool., vol. 4, pp. 238-240.

——, 1940. Marine Mollusca from Lord Howe Island, Norfolk Island, Australia and New Caledonia. Austr. Zool., vol. 9, pp. 429-443.

——, 1954. Cuttle fish "bones" again. Austr. Zool. vol. 12, pp. 63-82.

LAMARCK, J. B. P. A. de, 1799. Sur les genres de la Sèche, du Calmar et du Poulpe, vulgairement nommés Polypes de mer. Mém. Soc. Hist. nat. Paris, vol. 1, pp. 1-25.

LINNÉ, C. von, 1758. Systema naturae, ed. 10 vol. 1, pp. 1-874 (Holmiae).

NAEF, A., 1922. Die fossilen Tintenfische, pp. 1-322 (Jena).

——, 1921-1923. Die Cephalopoden. Fauna Flora Golfes von Neapel, vol. 35, pp. 1-863.

ORBIGNY, A. d', 1845-1847. Mollusques vivants et fossiles, pp. 1-605 (Paris).

OREN, O. H., 1960. A note on the hydrography of the gulf of Eylath. Bull. Sea Fish. Res. Stat. Haifa, vol. 30, pp. 3-14.

ROBSON, G. C., 1924. On the Cephalopoda obtained in South African waters by Dr. J. D. F. GILCHRIST in 1920-1921. Proc. zool. Soc. London, 1924, pp. 589-686.

ROCHEBRUNE, A. T. de, 1884. Étude monographique de la famille des Sepiadae. Bull. Soc. philom. Paris, ser. 7 vol. 8, pp. 74-112.

SASAKI, M., 1929. A monograph of the dibranchiate Cephalopods of the Japanese and adjacent waters. J. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ., vol. 20, suppl., pp. 1-357.

STEENSTRUP, J., 1875. Hemisepius en ny slaegt af Sepia-Blaeksprutternes. K. Danske Selsk. Skr. Nat. Afd., ser. 5 vol. 10, pp. 465-482.

——, 1880. Sepiella Gray. Stp. Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren. 1879-1880, pp. 347-356.